1 月 January
2019, 62(1): 124 – 132
昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
http://www.insect.org.cn
doi: 10.16380/j.kcxb.2019.01.013

# 植食性昆虫适应植物防御反应的研究进展

赵 婵[#], 张蓬军[#], 余利星, 俞晓平[*]

(中国计量大学生命科学学院, 浙江省生物计量及检验检疫技术重点实验室, 杭州 310018)

**摘要**: 在植物与植食性昆虫协同进化过程中,植物在不断完善其防御反应,同时植食性昆虫也在选择压下不断适应植物防御反应。植食性昆虫适应植物防御反应存在多样性。昆虫能够利用其唾液中的效应因子抑制或弱化植物防御反应,激活其肠道中的某些特异性蛋白阻断植物防御性次生代谢物的产生或者将其直接降解,以及通过其携带微生物间接抑制植物防御反应。此外,昆虫还能够通过产卵、虫害诱导植物挥发物、识别植物防御物质等方式适应植物的防御反应。本文综述了植食性昆虫如何利用各种效应因子适应寄主植物防御反应的研究进展。

**关键词**: 植食性昆虫; 植物防御反应; 适应; 效应因子; 协同进化; 微生物

**中图分类号**: Q968　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2019)01-0124-09

# Advances in the adaption to plant defenses in phytophagous insects

ZHAO Chan[#], ZHANG Peng-Jun[#], YU Li-Xing, YU Xiao-Ping[*] (College of Life Sciences, Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China)

**Abstract**: In the process of co-evolution between plants and phytophagous insects, plants are selected to optimize their defenses, whereas phytophagous insects are selected to develop diverse traits to adapt to plant defenses in turn. The adaption to plant defenses in phytophagous insects exhibits diversity. Insects can exploit the effectors from their oral secretions to inhibit or impair plant defenses, activate some proteins that are specifically expressed in their guts to inhibit the production of defensive metabolites or directly degrade defensive metabolites, and employ microbes that they harbored to indirectly suppress plant defenses. In addition, insects also can adapt to plant defenses with other behavioral or physiological traits, including oviposition, insect-induced plant volatiles, and recognition of defensive metabolites. In this article, we reviewed the research progress on how insects exploit diverse effectors that they harbored to adapt to plant defenses.

**Key words**: Phytophagous insect; plant defense; adaption; effector; co-evolution; microbes

自然界中,植物由于其根系固着在地面,无法主动躲避植食性昆虫的为害,因此在二者长达数亿年的协同进化过程中,植物逐渐产生一系列的抗虫防御反应;而植食性昆虫也在不断适应植物的防御反应(Kant *et al*., 2015)。植物防御反应主要分为两种:组成型(constitutive defense)和诱导型(inducible defense)。组成型防御是植物本身固有的能够阻碍昆虫取食或病原菌浸染的物理或化学防御性状,如植物表面蜡质、刺、茸毛等(Cribb *et al*., 2010)。植食性昆虫为了适应植物组成型防御性状,逐渐在形态上发生遗传变异,包括长出多型翅,分化出不同类型的口器,如咀嚼式、刺吸式以及挫吸式口器等

基金项目: 国家重点研发项目(2017YFD0200400); 国家自然科学基金项目(31471779, 31201523)

作者简介: 赵婵, 女, 1994 年 4 月生, 广西桂林人, 硕士研究生, 研究方向为外来生物入侵, E-mail: zcbetty@163.com; 张蓬军, 男, 1979 年 3 月生, 山东蓬莱人, 研究员, 研究方向为外来生物入侵, E-mail: zpj@cjlu.edu.cn

[#]共同第一作者 Authors with equal contribution

[*]通讯作者 Corresponding author, E-mail: yxp@cjlu.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-07-31; 接受日期 Accepted: 2018-10-22

(Hermsmeier *et al.*, 2001)。诱导型防御是指植物遭受虫害时,一方面产生防御蛋白或者有毒次生代谢物,直接导致昆虫死亡或发育不良,实现直接防御;另一方面,释放挥发物或产生蜜露以吸引天敌昆虫寄生或捕食害虫,实现间接防御(Dicke and Baldwin, 2010)。随着对植物诱导防御反应研究的深入,学者们通过转基因等手段,陆续在实验室及田间实现了植物诱导防御反应的精准调控,达到害虫有效防控的目的(Degenhardt *et al.*, 2009; Xiao *et al.*, 2012)。但更值得我们注意的是,越来越多的研究发现,许多昆虫能够干扰甚至适应植物诱导防御反应(Kant *et al.*, 2015),且其反防御策略呈现多样性。因此,我们在关注植物防御性状及其调控机制的同时,还应深入解析植食性昆虫的反防御策略,这将拓展我们对昆虫致害性的理解。本文从植食性昆虫如何利用各种效应因子适应植物防御反应的视角出发,对近年来的相关工作进行综述。

# 1　昆虫利用唾液适应植物防御反应

植食性昆虫的唾液在昆虫与植物互作过程中起关键作用。一方面,植物通过识别不同种昆虫唾液中的特异性激发子(elicitors),如脂肪酸-氨基共轭物(FACs)、β-葡萄苷酶(β-glucosidase)以及果胶酶(pectinase)等,激活不同的防御信号路径,实现植物防御反应的精准调控(Hilker and Meiners, 2010; 禹海鑫等, 2015)。另一方面,昆虫在取食过程中,将其唾液中某些效应因子(effectors)注入到受损的植物组织中,进而干扰甚至抑制植物防御反应。例如,巢菜修尾蚜 *Megoura viciae* 利用口器刺穿蚕豆 *Vicia faba* 韧皮部时,会分泌唾液封闭植物筛管细胞所形成的伤口,导致 $Ca^{2+}$ 在筛管细胞内外无法产生浓度差,进而阻断 $Ca^{2+}$ 信号途径,抑制植物防御反应(Will *et al.*, 2007)。通过比对豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 唾液腺的 cDNA 文库,研究人员筛选出可能编码唾液腺蛋白的关键基因 *c*002;进一步研究发现,该基因编码的蛋白 C002 仅在唾液腺中表达,且其随着蚜虫取食过程被注入到寄主植物蚕豆 *Vicia faba* 中;更为重要的是,C002 蛋白的表达能够显著提高豌豆蚜在蚕豆上的取食效率(Mutti *et al.*, 2008)。随着越来越多昆虫唾液中效应因子被鉴定,如谷实夜蛾 *Helicoverpa zea* 唾液中的葡萄糖氧化酶(glucose oxidase, GOX)、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 唾液中的多聚半乳糖醛酸酶(ploygalacturonase, PG)、烟粉虱 *Bemisia tabaci* 唾液中碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)、豆荚草盲蝽 *Lygus hesperus* 唾液中的寡聚半乳糖醛酸酶(oligo-PG)等(刘勇等, 2011),昆虫利用其唾液干扰甚至适应植物防御反应的机制也逐渐清晰。

## 1.1　利用唾液蛋白适应植物细胞壁

植物细胞壁是位于植物细胞膜外一层较厚的、由纤维素、半纤维素和果胶组成的网格结构(Calderón-Cortés *et al.*, 2012)。细胞壁不仅能够提高植物组织的机械强度,还能够降低昆虫的消化功能(Vorwerk *et al.*, 2004),因此被认为是植物应对昆虫为害的第一道防御屏障。最近研究人员在水稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 唾液腺中发现一种纤维素酶内切-β-1, 4-葡聚糖酶(endo-β-1, 4-glucanase, NlEG1),能够帮助褐飞虱适应水稻 *Oryza sativa* 细胞壁的物理屏障功能(Ji *et al.*, 2017)。NlEG1 能够随着褐飞虱唾液到达水稻韧皮部,且其调控基因 *NlEG*1 主要在褐飞虱唾液腺和中肠部位高表达,而当 *NlEG*1 被沉默时,褐飞虱在水稻韧皮部的取食效率显著降低,其体重、存活率和繁殖力均显著下降;但 *NlEG*1 沉默并不影响褐飞虱在不含纤维素的人工饲料上的取食,这说明 NlEG1 蛋白能够水解水稻细胞壁中的纤维素,从而提高褐飞虱在水稻韧皮部的取食效率(Ji *et al.*, 2017)。此外,琉璃叶蝉 *Homalodisca vitripennis* 唾液中同样含有 NlEG1 蛋白,帮助其降解植物细胞壁,适应植物的防御屏障(Backus *et al.*, 2012)。

## 1.2　利用唾液蛋白降解植物防御性次生代谢物

植食性昆虫的唾液蛋白酶在分解植物防御次生代谢产物方面同样发挥重要作用。Miles 最早发现杨晚螺瘿绵蚜 *Pemphigus spirothecae* 唾液中含有多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)(Miles, 1972)。随后研究证实蚜虫在刺探植物韧皮部的过程中会造成取食部位大量累积多酚,尤其是防御性次生代谢产物儿茶酚(catechol)的积累;但蚜虫唾液中 PPO 能够催化多酚物质氧化,从而降低多酚对蚜虫的毒害作用(Miles, 1999)。麦长管蚜 *Sitobion avenae* 唾液中含有过氧化物酶(peroxidase, POD),同样能够将多酚化合物降解为无毒物质(Urbanska *et al.*, 1998);*POD* 基因在麦长管蚜 1 龄和 2 龄若虫时期表达水平最高,一旦抑制其若虫 *POD* 基因表达,则能够显著降低其存活率(Deng *et al.*, 2016)。此外,其他多种蚜虫唾液中均检测到对于多酚有降解作用的 PPO 或 POD(马蕊等, 2010)。这暗示蚜虫利用

其唾液蛋白酶适应植物防御反应可能是普遍的策略。另有研究表明 B 型烟粉虱唾液中的多酚氧化酶家族漆酶-1(laccase-1)能降解植物组织中 5 种酚类物质,从而帮助其取食;这一功能很可能在其他刺吸式昆虫的漆酶-1 基因中高度保守(严盈, 2012)。但是,其他刺吸式昆虫是否具有同样功能的唾液蛋白酶仍需更多的实验进行验证。

### 1.3 利用唾液蛋白抑制植物防御反应

Musser 等(2002)最早发现谷实夜蛾 *H. zea* 幼虫唾液中的 GOX 可以直接抑制烟草 *Nicotiana tabacum* 防御性次生代谢物烟碱(nicotine)的产生,并推测这可能与防御信号因子茉莉酸(jasmonic acid, JA)被抑制有关。随后多个研究证实,GOX 能够抑制 JA 诱导的植物防御反应。例如,桃蚜 *Myzus persicae* 唾液中的 GOX 能抑制蚕豆内源 JA 的累积(Harmel *et al*., 2008);甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 唾液中的 GOX 不仅能够抑制拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中 JA 的合成,还能够抑制 JA 调控的防御物质胰蛋白酶抑制剂(trypsin inhibitor)的累积(Weech *et al*., 2008)。关于 GOX 抑制 JA 防御反应的内在机制,一方面可能与 GOX 催化 D-葡萄糖生成的过氧化氢(hydrogen peroxide, $H_2O_2$)有关(Sporn and Peters-Golden, 1988),另一方面可能与 GOX 激活水杨酸(salicylic acid, SA)信号通路相关(Musser *et al*., 2005; Weech *et al*., 2008)。随着研究的不断深入,研究人员陆续明确了调控甜菜夜蛾幼虫唾液中 GOX 转录水平的关键酶 SeGOX 以及关键基因 *Se1H* 和 *Se2J*(Afshar *et al*., 2010);鉴定并克隆了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫唾液腺中编码 GOX 蛋白的基因 *HaGox*(Tang *et al*., 2012)。目前已在近 90 种植食性昆虫唾液中发现 GOX 的存在(Eichenseer *et al*., 2010),且广食性昆虫唾液中 GOX 的转录和翻译水平显著高于寡食性昆虫(Yang *et al*., 2017)。昆虫利用 GOX 抑制植物防御反应是否具有普遍性,仍需更多的田间试验去证实。最近,研究人员在烟粉虱唾液中发现 Bt56 蛋白,该蛋白通过烟粉虱唾液传入烟草韧皮部,与烟草转录因子 NTH202 互作,从而诱导烟草体内 SA 累积,进而抑制具抗虫作用的 JA 防御反应(Xu *et al*., 2018)。

## 2 昆虫利用其肠道蛋白适应植物防御反应

在与植食性昆虫长期协同进化过程中,植物体内逐渐产生一些特异性、具有抗虫作用的次生代谢物,例如,十字花科植物中的芥子油苷(glucosinolates, GS)及其代谢产物等。当十字花科植物受到虫害时,其体内的芥子油苷与黑芥子酶(myrosinase)发生水解反应,产生具有抗虫作用的异硫氰酸酯(isothiocyanates),这一防御性状又被称为“芥子油弹”(mustard oil bomb)(马小丽等, 2017)。面对这些抗虫性物质,植食性昆虫进化出的反防御策略主要包括利用其肠道蛋白分解抗虫物质以及直接抑制其抗虫活性。菜粉蝶 *Pieris rapae* 肠道中含有一种腈特异性蛋白(nitrile-specific protein, NSP),能够催化芥子油苷和黑芥子酶二者间水解反应,产生对菜粉蝶无毒的腈类物质,且 NSP 蛋白仅在菜粉蝶幼虫的肠道中表达(Wittstock *et al*., 2004)。另一种十字花科专食性害虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 的肠道中含有芥子油苷硫酸酯酶(glucosinolate sulfatase, GSS),能够与芥子油苷发生反应,使芥子油苷脱硫,脱硫芥子油苷与黑芥子酶无法发生水解反应,最终导致异硫氰酸酯等抗虫物质减少(Ratzka *et al*., 2002)。进一步研究发现,GSS 除了能够与黑芥子酶竞争反应底物芥子油苷外,其与芥子油苷反应后产生的硫酸盐(sulfate)还能抑制黑芥子酶活性(Shikita *et al*., 1999)。同菜粉蝶的 NSP 蛋白一样,GSS 只在小菜蛾幼虫期肠道中特异性表达。考虑到幼虫期是菜粉蝶和小菜蛾暴露于芥子油苷防御体系的唯一窗口期,因此研究人员认为,肠道蛋白 NSP 和 GSS 是菜粉蝶和小菜蛾幼虫适应十字花科芥子油苷防御体系的关键因子(Ratzka *et al*., 2002; Wittstock *et al*., 2004)。值得注意的是,不同十字花科植物不同品种之间,甚至是同一种十字花科植物不同部位、不同发育阶段之间,芥子油苷种类及含量差别很大(Jeschke *et al*., 2016)。芥子油苷种类和含量的多样性,导致不同昆虫适应芥子油苷防御系统也存在多样性。例如,海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 利用肠道中的谷胱甘肽与异硫氰酸酯形成无毒的谷胱甘肽共轭衍生物(Schramm *et al*., 2012);黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 则可以利用其自身合成的黑芥子酶(glycoside hydrolase family 1)将芳香族芥子油苷水解,避免其与植物体内的黑芥子酶发生反应(Beran *et al*., 2014)。

此外,昆虫还可以利用其肠道及脂肪体中的解毒酶系统,主要包括细胞色素 P450 酶系(cytochrome P450s, P450s)、羧酸酯酶(carboxylesterases, CarE)、谷胱甘肽硫转移酶(glutathione S-transferase,

GSTs)，弱化抗虫物质的活性。例如，取食含有外源茉莉酸甲酯(methyl jasmonate，MeJA)或 SA 的人工饲料后，棉铃虫肠道及脂肪体中的 P450 解毒酶调控基因(*CYP6B8*，*CYP6B9*，*CYP6B27* 和 *CYP6B28*)的表达水平均显著上调；P450 解毒酶调控基因的激活能够增强棉铃虫幼虫对抗虫物质呋喃香豆素(furanocoumarin)的适应性(Li *et al.*，2002)。除了呋喃香豆素，广食性棉铃虫利用其肠道 CYP6B8 蛋白还能适应多种具抗虫作用的植物次生代谢物，如花椒毒素(xanthotoxin)、槲皮素(quercetin)、黄酮(flavone)等；相比之下，专食性昆虫珀凤蝶 *Papilio polyxenes* 幼虫利用其肠道 CYP6B1 蛋白只能适应呋喃香豆素(Li *et al.*，2004)。究其原因，是由于 CYP6B8 在空间结构上比 CYP6B1 多一个底物结合区域和弹性催化囊，且含有更多的可变折叠(Li *et al.*，2004)。考虑到关于昆虫利用其体内解毒酶体系适应植物防御反应已在近期论文中进行了详细综述(陈澄宇等，2015)，本文在此不再赘述。

## 3　昆虫利用微生物适应植物防御反应

在自然环境条件下，寄主植物-媒介昆虫-微生物三者间相互作用复杂多元(Shikano *et al.*，2017)。近年来，越来越多的研究表明微生物与昆虫常常可以形成互惠关系从而协作危害植物，包括昆虫通过与其携带的病毒、细菌以及其他微生物的互利合作，抑制植物防御反应，从而提高其个体或种群适合度。

### 3.1　植食性昆虫利用病毒抑制植物防御反应

在植食性昆虫与病毒互惠协作的研究中，对烟粉虱及其携带病毒的研究最为深入。McKenzie 等(2002)最早发现当烟粉虱携带番茄斑驳病毒(*Tomato mottle virus*，ToMoV)取食番茄 *Lycopersicon esculentum* 后，能诱导植物致病相关 PR 蛋白的强烈表达，且在感染 ToMoV 植物上烟粉虱的产卵率更高、若虫发育更好，这表明 ToMoV 有助于提高烟粉虱对寄主植物的适应性。有学者推测烟粉虱携带的植物病毒极有可能抑制了植物的 JA 防御反应，从而提高烟粉虱的生长发育(Zhang *et al.*，2012)。这一推测陆续得到证实，烟粉虱携带的中国番茄黄化曲叶病毒(*Tomato yellow leaf curl China virus*，TYLCCNV)中的 *βC1* 基因能够干扰寄主植物 JA 途径关键转录因子 MYC2 的表达，从而导致对烟粉虱有趋避作用的萜类化合物 α-香甘油烯(α-bergamotene)的释放量显著减少(Li *et al.*，2014)。同样，携带 TYLCCNV 病毒的烟粉虱取食烟草后，能够抑制 JA 调控的抗虫性萜类挥发物的释放(Luan *et al.*，2013)。随后，研究人员还在其他的昆虫-病毒的组合中发现植物防御反应被抑制的现象：桃蚜-芜菁花叶病毒(*Turnip mosaic virus*，TuMV)、蚜虫-黄瓜花叶病毒(*Cucumber mosaic virus*，CMV)以及西花蓟马 *Frankliniella occidentails*-番茄斑萎病毒(*Tomato spotted wilt virus*，TSWV)，虽然以上例子中抑制植物防御反应的病毒效应蛋白均已鉴定，但是与之互作的植物靶标因子目前仍不清楚，还有待继续研究(Abe *et al.*，2012；Casteel *et al.*，2014；Casteel *et al.*，2015；Wu *et al.*，2017)。

### 3.2　利用细菌抑制植物防御反应

植食性昆虫利用其携带的细菌同样能够适应植物的防御反应。例如，马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 幼虫唾液处理番茄和马铃薯 *Solanum tuberosum* 叶片后，防御物质蛋白酶抑制剂受到抑制(Lawrence *et al.*，2007，2008)。随后研究发现，马铃薯甲虫幼虫抑制植物防御反应与其唾液中的一种细菌假单胞菌 *Pseudomonas* sp. 有关：相较于不含该细菌的唾液，含有此细菌的唾液处理番茄叶片后，JA 调控的防御基因表达水平以及 PPO 的活性均显著下降(Chung *et al.*，2013)。但是当 SA 被沉默后，含有此细菌的唾液则不能抑制番茄防御基因表达和 PPO 活性，这表明马铃薯甲虫幼虫利用假单胞菌 *Pseudomonas* sp. 激活番茄 SA 信号路径，进而抑制 JA 防御反应。进一步研究发现，假单胞菌 *Pseudomonas* sp. 含有的鞭毛蛋白(flagellin)可能是激活 SA 路径的作用因子(Chung *et al.*，2013)。除此之外，昆虫肠道内的细菌还可以直接分解植物的防御性次生代谢物，如萜烯是针叶树重要的防御物质，而中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 能够在释放高密度萜烯的针叶树上生存较长的时间(Raffa *et al.*，2008)。研究人员通过对中欧山松大小蠹肠道内的细菌鉴定后，发现许多细菌的基因序列与假单胞菌 *Pseudomonas abietophila* 的 *BKME-9* 基因序列存在较高的同源性，而 *P. abietophila* 的 *BKME-9* 能够调控萜烯化合物的降解过程，这暗示中欧山松大小蠹主要利用其肠道中细菌适应针叶树的萜烯防御系统，但明晰这些细菌具体作用的分子机制还需要转录组学等研究手段来实现(Adams *et al.*，2013)。

共生菌在昆虫的生长、繁殖、存活及适应环境的过程中起重要作用，除了提供丰富的含氮营养物质

(Feldhaar, 2011),还能够帮助昆虫适应植物防御反应。例如:共生菌 *Rickettsia* 除了能提高 B 型烟粉虱的高温耐受性(Brumin *et al*., 2011),还能增强番薯烟粉虱在棉花 *Gossypium* spp.、甜瓜 *Cucumis melo* 以及豇豆 *Vigna unguiculata* 的产卵量和后代存活率(Himler *et al*., 2011)。近期,Su 等(2015)发现感染共生菌 *Hamiltonella defensa* 的 Q 型烟粉虱成虫在番茄上的存活率比未感染烟粉虱高出 20%,其原因可能是由于感染共生菌的烟粉虱能够显著抑制 JA 调控的防御基因 *LOX*, *AOS* 以及 *Chi*9 的表达。有趣的是,当 SA 路径沉默时,感染共生菌的烟粉虱则不能抑制 JA 防御反应,这表明共生菌可以通过调控 JA-SA 信号互作,达到抑制植物防御反应的目的(Su *et al*., 2015)。昆虫利用共生菌不仅可以抑制寄主植物的直接防御反应,还可以干扰植物的间接防御反应。例如,感染共生菌 *H. defensa* 的豌豆蚜为害寄主植物后,其诱导植物挥发物的量显著减少,从而降低虫害植株对寄生蜂的吸引作用,最终使感染共生菌的豌豆蚜被寄生的几率显著降低(Frago *et al*., 2017)。

### 3.3 利用外源微生物抑制植物防御反应

植原体(phytoplasma)是一类无细胞壁、生存于昆虫和植物韧皮部细胞内的细菌,主要依靠以韧皮部为食的刺吸式昆虫传播(卢恒宇等, 2016; Bahar *et al*., 2018)。研究表明,昆虫能够通过传播植原体调控植物防御反应(Hogenhout *et al*., 2008),如叶蝉 *Macrosteles quadrilineatus* 在感染紫苑黄化植原体(Aster yellows phytoplasma, AY)后,其存活时间更长且繁殖能力增强(Beanland *et al*., 2000)。进一步研究发现,AY 中的 SAP11 效应子能干扰拟南芥转录因子 *CIN-TCP* 的正常表达,从而抑制 JA 通路上抗虫基因 *Lox*2 的表达,最终表现为拟南芥对叶蝉 *M. quadrilineatus* 的抗性降低,因此研究人员认为 AY 中 SAP11 是 *M. quadrilineatus* 在与十字花科防御体系长期协同进化过程中产生的适应其防御反应的关键因子(Sugio *et al*., 2011)。除此之外,虫生真菌同样可以提高植食性昆虫对植物防御物质的代谢能力,例如,与健康麦扁盾蝽 *Eurygaster integriceps* 相比,感染球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 的麦扁盾蝽血淋巴中酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的活力增强,从而提升麦扁盾蝽对植物防御物质的代谢能力(Zibaee *et al*., 2009)。考虑到乙酰转移酶 Rpd3 能够影响球孢白僵菌的生长和活性(Cai *et al*., 2018),所以在后期的研究中可以通过抑制球孢白僵菌中 Rpd3 酶活性,间接降低昆虫对植物防御物质的代谢作用。

## 4 昆虫适应植物防御反应的其他方式

除了利用唾液、携带的微生物以及肠道蛋白,昆虫还进化出其他方式来适应植物的防御反应。首先,昆虫能够利用产卵行为适应植物防御反应。例如,欧洲粉蝶 *Pieris brassicae* 通过其产卵行为,能够诱导产卵点附近植物组织中的内源 SA 累积,进而抑制 JA 调控的抗虫防御基因的表达(Bruessow *et al*., 2010)。进一步研究发现,欧洲粉蝶卵的提取物同样能显著抑制 JA;但是,当拟南芥 SA 路径被沉默时,欧洲粉蝶卵的提取物则不能抑制防御基因表达,这说明欧洲粉蝶卵中某些作用因子通过调控 JA-SA 信号互作,进而抑制拟南芥防御反应(Bruessow *et al*., 2010)。

植食性昆虫通过调控植株挥发物抑制植物或邻近植物防御反应。例如,烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫为害烟草后,其释放的主要挥发物组分绿叶类挥发物(green leaf volatiles, GLVs)和顺-α-香柠檬烯(*cis*-α-bergamotene)能够抑制烟草中 241 个基因的表达,其中 7 个基因与防御反应有关(Paschold *et al*., 2006)。最近的田间试验发现,经 GLVs 诱导处理的玉米 *Zea mays* 反而比未经处理的玉米受到的虫害更严重(von Mérey *et al*., 2011)。考虑到植物挥发物在植物间信息传递中的重要作用(Erb *et al*., 2015),我们推测,昆虫极有可能通过调控虫害诱导植物挥发物,干扰植物间信息传递,进而抑制邻近植株防御反应。

植食性昆虫通过识别植物防御信号因子或防御性次生代谢物,进行寄主选择或定位,进而适应植物防御反应。例如,玉米根部既含有丰富的营养物质,同时也含有大量的抗虫次生代谢物,如 4-二羟基-7-甲氧基-(2H)-1,4-苯并噁嗪-3(4H)-酮(2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one, DIMBOA)。但玉米根虫 *Diabrotica virgifera* 恰恰利用 DIMBOA 作为取食线索,准确定位营养更为丰富的玉米根部,从而适应玉米的防御反应(Robert *et al*., 2012)。最新研究发现,玉米根虫通过识别玉米根部中 Fe-DIMBOA 复合物准确定位冠根,且利用其体内的 DvIRT1 蛋白结合 Fe-DIMBOA,从而促进其个体发育(Hu *et al*., 2018)。另外,茶小绿叶蝉 *Empoasca* spp. 能够识别烟草中的 JA 防御反应的激活状态,进

而在温室或田间条件下,主动选择 JA 防御反应表达水平低的烟草取食,从而在行为上适应烟草 JA 防御反应(Kallenbach *et al*., 2012)。

植食性昆虫通过利用植物防御性次生代谢物提高其自身免疫反应,适应植物防御体系。例如,酸浆属植物中含有一种次生代谢物醉茄内酯(withanolides),该物质对很多昆虫具有拒食、抑制其免疫力的作用;但酸浆属植物的专食性害虫实夜蛾 *Heliothis subflexa* 幼虫取食含有醉茄内酯的酸浆属植物或者人工饲料后,其发育更快、存活率更高(Barthel *et al*., 2016)。深入研究发现,食物中的醉茄内酯一方面能够显著激活实夜蛾 *H. subflexa* 幼虫体内的免疫基因,另一方面,摄入醉茄内酯的幼虫抗菌能力显著提高;研究人员认为,*H. subflexa* 幼虫不仅适应了醉茄内酯的拒食作用,而且利用醉茄内酯激活其自身免疫系统,实现对昆虫病原细菌的防御(Barthel *et al*., 2016)。

此外,有些昆虫还能从微生物中获取具有分解植物细胞壁功能的外源蛋白酶。例如,辣根猿叶甲 *Phaedon cochleariae* 携带的变形菌(*Cellvibrio* 和 *Teredinibacter*)能够合成一种木聚糖酶,并能将该酶水平传递给辣根猿叶甲,帮助其适应植物的物理防御(Pauchet and Heckel, 2013)。

## 5 展望

自然界中,植物的防御与植食性昆虫的反防御二者之间一直保持着相互制约的关系。基于目前相关的文献资料,我们可以发现植食性昆虫的反防御行为存在多样性,具体表现为:一、昆虫适应植物防御反应的形式存在多样性,如昆虫利用效应因子能够干扰调控植物防御反应的转录因子的表达、抑制次生性防御物质累积、分解抗虫物质、适应植物细胞壁等物理屏障等;二、昆虫适应植物防御反应的效应因子来源存在多样性,包括唾液蛋白、肠道蛋白、其携带的病毒、真菌、共生菌等微生物合成的功能蛋白等。鉴于植食性昆虫应对植物防御反应是一种适应性行为,那么,驱使植食性昆虫产生反防御行为多样性的具体原因是什么呢? 首先,不同种植物其调控防御反应的分子机制各不相同(Stam *et al*., 2014);即使是同一种植物,不同栽培种间其防御性次生代谢物的结构或含量也可能存在显著差异(Jeschke *et al*., 2016)。寄主植物防御性状的多样性,极易导致昆虫反防御行为呈现多样性(Winde and Wittstock, 2011; Alba *et al*., 2015)。其次,昆虫所在的生态环境,包括周围是否有捕食者或竞争者、食物是否充足等因素,均能够导致昆虫反防御行为的多样性(Kant *et al*., 2015)。因此,未来我们在探究昆虫适应植物防御反应分子机制的同时,应该充分考虑田间条件下各种环境因子的协同调控作用。

随着对昆虫反防御研究的深入,昆虫适应植物防御反应中的关键效应因子的结构与功能逐渐清晰,但与这些效应因子发生交互作用的植物受体蛋白或者转录因子的研究较少。目前,已清楚的与昆虫效应因子互作的植物转录因子包括拟南芥 CIN-TCP 因子和烟草转录因子 NTH202(Sugio *et al*., 2011; Xu *et al*., 2018)。未来随着更多的植物受体蛋白或者转录因子的结构与功能被解析,通过利用转基因技术,如 CRISPR/Cas9 等,改造这些植物受体蛋白或者转录因子,便可阻断昆虫效应因子对植物防御反应的干扰作用,实现害虫防治。此外,我们在作物遗传育种过程中,还可筛选具备多种抗性性状的品种,避免昆虫对单一防御性状的适应。

## 参考文献(References)


Abe H, Tomitaka Y, Shimoda T, Seo S, Sakurai T, Kugimiya S, Tsuda S, Kobayashi M, 2012. Antagonistic plant defense system regulated by phytohormones assists interactions among vector insect, thrips and a tospovirus. *Plant Cell Physiol*., 53(1): 204-212.

Adams AS, Aylward FO, Adams SM, Erbilgin N, Aukema BH, Currie CR, Suen G, Raffa KF, 2013. Mountain pine beetles colonizing historical and naïve host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism. *Appl. Environ. Microbiol*., 79(11): 3468-3475.

Afshar K, Dufresne PJ, Pan L, Merkx-Jacques M, Bede JC, 2010. Diet-specific salivary gene expression and glucose oxidase activity in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *J. Insect Physiol*., 56(12): 1798-1806.

Alba JM, Schimmel BCJ, Glas JJ, Ataide LM, Pappas ML, Villarroel CA, Schuurink RC, Sabelis MW, Kant MR, 2015. Spider mites suppress tomato defences downstream of jasmonate and salicylate independently of hormonal crosstalk. *New Phytol*., 205(2): 828-840.

Backus EA, Andrews KB, Shugart HJ, Greve LC, Labavitch JM, Alhaddad H, 2012. Salivary enzymes are injected into xylem by the glassy-winged sharpshooter, a vector of *Xylella fastidiosa*. *J. Insect Physiol*., 58(7): 949-959.

Bahar MH, Wist TJ, Bekkaoui DR, Hegedus DD, Olivier CY, 2018. Aster leafhopper survival and reproduction, and Aster yellows transmission under static and fluctuating temperatures, using ddPCR for phytoplasma quantification. *Sci. Rep*., 8(1): 227.

Barthel A, Vogel H, Pauchet Y, Pauls G, Kunert G, Groot AT, Boland

W, Heckel DG, Heidel-Fischer HM, 2016. Immune modulation enables a specialist insect to benefit from antibacterial withanolides in its host plant. *Nat. Commun.*, 7: 12530.

Beanland L, Hoy CW, Miller SA, Nault LR, 2000. Influence of aster yellows phytoplasma on the fitness of aster leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 93(2): 271 – 276.

Beran F, Pauchet Y, Kunert G, Reichelt M, Wielsch N, Vogel H, Reinecke A, Svatoš A, Mewis I, Schmid D, Ramasamy S, Ulrichs C, Hansson BS, Gershenzon J, Heckel DG, 2014. *Phyllotreta striolata* flea beetles use host plant defense compounds to create their own glucosinolate-myrosinase system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 111(20): 7349 – 7354.

Bruessow F, Gouhier-Darimont C, Buchala A, Metraux JP, Reymond P, 2010. Insect eggs suppress plant defence against chewing herbivores. *Plant J.*, 62(5): 876 – 885.

Brumin M, Kontsedalov S, Ghanim M, 2011. *Rickettsia* influences thermotolerance in the whitefly *Bemisia tabaci* B biotype. *Insect Sci.*, 18(1): 57 – 66.

Cai Q, Wang ZK, Shao W, Ying SH, Feng MG, 2018. Essential role of Rpd3-dependent lysine modification in the growth, development and virulence of *Beauveria bassiana*. *Environ. Microbiol.*, 20(4): 1590 – 1606.

Calderón-Cortés N, Quesada M, Watanabe H, Cano-Camacho H, Oyama K, 2012. Endogenous plant cell wall digestion: a key mechanism in insect evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43: 45 – 71.

Casteel CL, De Alwis M, Bak A, Dong H, Whitham SA, Jander G, 2015. Disruption of ethylene responses by turnip mosaic virus mediates suppression of plant defense against the green peach aphid vector. *Plant Physiol.*, 169(1): 209 – 218.

Casteel CL, Yang C, Nanduri AC, De Jong HN, Whitham SA, Jander G, 2014. The Nla-Pro protein of *Turnip mosaic virus* improves growth and reproduction of the aphid vector, *Myzus persicae* (green peach aphid). *Plant J.*, 77(4): 653 – 663.

Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, Gao XW, 2015. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomol. Sin.*, 58(10): 1126 – 1139. [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 高希武, 2015. 昆虫对植物次生物质的代谢适应机制及其对昆虫抗药性的意义. 昆虫学报, 58(10): 1126 – 1139]

Chung SH, Rosa C, Scully ED, Peiffer M, Tooker JF, Hoover K, Luthe DS, Felton GW, 2013. Herbivore exploits orally secreted bacteria to suppress plant defenses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110(39): 15728 – 15733.

Cribb BW, Hanan J, Zalucki MP, Perkins LE, 2010. Effects of plant micro-environment on movement of *Helicoverpa armigera* (Hübner) larvae and the relationship to a hierarchy of stimuli. *Arthropod Plant Interact.*, 4(3): 165 – 173.

Degenhardt J, Hiltpold I, Köllner TG, Frey M, Gierl A, Gershenzon J, Hibbard BE, Ellersieck MR, Turlings TCJ, 2009. Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106(32): 13213 – 13218.

Deng F, He Q, Zhao Z, 2016. Suppressing a peroxidase gene reduces survival in the wheat aphid *Sitobion avenae*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 93(2): 86 – 95.

Dicke M, Baldwin IT, 2010. The evolutionary context for herbivore induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends Plant Sci.*, 15(3): 167 – 175.

Eichenseer H, Mathews MC, Powell JS, Felton GW, 2010. Survey of a salivary effector in caterpillars: glucose oxidase variation and correlation with host range. *J. Chem. Ecol.*, 36(8): 885 – 897.

Erb M, Veyrat N, Robert CAM, Xu H, Frey M, Ton J, Turlings TCJ, 2015. Indole is essential herbivore-induced volatile priming signal in maize. *Nat. Commun.*, 6: 6273.

Feldhaar H, 2011. Bacterial symbionts as mediators of ecologically important traits of insect hosts. *Ecol. Entomol.*, 36(5): 533 – 543.

Frago E, Mala M, Weldegergis BT, Yang C, McLean A, Godfrag HCJ, Gols R, Dicke M, 2017. Symbionts protect aphids from parasitic wasps by attenuating herbivore-induced plant volatiles. *Nat. Commun.*, 8(1): 1860.

Harmel N, Letocart E, Cherqui A, Giordanengo P, Mazzucchelli G, Guillonneau F, De Pauw E, Haubruge E, Francis F, 2008. Identification of aphid salivary proteins: a proteomic investigation of *Myzus persicae*. *Insect Mol. Biol.*, 17(2): 165 – 174.

Hermsmeier D, Schittko U, Baldwin IT, 2001. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. *Plant Physiol.*, 125(2): 683 – 700.

Hilker M, Meiners T, 2010. How do plants 'notice' attack by herbivorous arthropods? *Biol. Rev.*, 85(2): 267 – 280.

Himler AG, Adachi-Hagimori T, Bergen JE, Kozuch A, Kelly SE, Tabashnik BE, Chiel E, Duckworth VE, Dennehy TJ, Zchori-Fein E, Hunter MS, 2011. Rapid spread of bacterial symbiont in an invasive whitefly is driven by fitness benefits and female bias. *Science*, 332(6026): 254 – 256.

Hogenhout SA, Oshima K, Ammar ED, Kakizawa S, Kingdom HN, Namba S, 2008. Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects. *Mol. Plant Pathol.*, 9(4): 403 – 423.

Hu L, Mateo P, Ye M, Zhang X, Berset JD, Handrick V, Radisch D, Grabe V, Köllner TG, Gershenzon J, Robert CAM, Erb M, 2018. Plant iron acquisition strategy exploited by an insect herbivore. *Science*, 361(6403): 694 – 697.

Jeschke V, Gershenzon J, Vassão DG, 2016. Insect detoxification of glucosinolates and their hydrolysis products. *Adv. Bot. Res.*, 80: 199 – 245.

Ji R, Ye W, Chen H, Zeng J, Li H, Yu H, Li J, Lou Y, 2017. A salivary endo-β-1, 4-glucanase acts as an effector that enables the brown planthopper to feed on rice. *Plant Physiol.*, 173(3): 1920 – 1932.

Kallenbach M, Bonaventure G, Gilardoni PA, Wissgott A, Baldwin IT, 2012. *Empoasca* leafhoppers attack wild tobacco plants in a jasmonate-dependent manner and identify jasmonate mutants in natural populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(24):

E1548 – E1557.

Kant M, Jonckheere W, Knegt B, Lemos F, Liu J, Schimmel BCJ, Villarroel CA, Ataide LMS, Dermauw W, Glas JJ, Egas M, Janssen A, Van Leeuwen T, Schuurink RC, Sabelis MW, Alba JM, 2015. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. *Ann. Bot.*, 115(7): 1015 – 1051.

Lawrence SD, Novak NG, Blackburn MB, 2007. Inhibition of proteinase inhibitor transcripts by *Leptinotarsa decemlineata* regurgitant in *Solanum lycopersicum*. *J. Chem. Ecol.*, 33(5): 1041 – 1048.

Lawrence SD, Novak NG, Ju CJ, Cooke JE, 2008. Potato, *Solanum tuberosum*, defense against Colorado potato beetle, *Leptinotarsa ecemlineata* (Say): microarray gene expression profiling of potato by Colorado potato beetle regurgitant treatment of wounded leaves. *J. Chem. Ecol.*, 34(8): 1013 – 1025.

Li R, Weldegergis BT, Li J, Jung C, Qu J, Sun Y, Qian H, Tee C, van Loon JJ, Dicke M, Chua NH, Liu SS, Ye J, 2014. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. *Plant Cell*, 26(12): 4991 – 5008.

Li X, Baudry J, Berenbaum MR, Schuler MA, 2004. Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: from specialist to generalist cytochrome P450. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(9): 2939 – 2944.

Li X, Schuler MA, Berenbaum MR, 2002. Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature*, 419(6908): 712 – 715.

Liu Y, Sun YC, Wang GH, 2011. The induced defense and anti-defense between host plant and phloem sucker insect. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(4): 1052 – 1059. [刘勇, 孙玉诚, 王国红, 2011. 植物和刺吸式口器昆虫的诱导防御与反防御研究进展. 应用昆虫学报, 48(4): 1052 – 1059]

Lu HY, Wei H, Yang G, 2016. Research progress on phytoplasma disease. *Fujian J. Agric. Sci.*, 31(3): 326 – 332. [卢恒宇, 魏辉, 杨广, 2016. 植原体病害研究进展. 福建农业学报, 31(3): 326 – 332]

Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS, 2013. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecol. Lett.*, 16(3): 390 – 398.

Ma R, Chen JL, Cheng DF, Sun JR, 2010. The main components of aphid saliva and their roles in interaction between aphid and host plant. *Plant Prot.*, 36(1): 15 – 21. [马蕊, 陈巨莲, 程登发, 孙京瑞, 2010. 蚜虫唾液主要成分及其在寄主和害虫互作中的作用. 植物保护, 36(1): 15 – 21]

Ma XL, He WY, You MS, 2017. Interactions between insect herbivores feeding on cruciferous plants and host plant glucosinolates. *Acta Entomol. Sin.*, 60(9): 1093 – 1104. [马小丽, 何玮毅, 尤民生, 2017. 取食十字花科植物的植食性昆虫与寄主植物硫苷的互作. 昆虫学报, 60(9): 1093 – 1104]

McKenzie CL, Shatters RG, Doostdar H, Lee SD, Inbar M, Mayer RT, 2002. Effect of geminivirus infection and *Bemisia* infestation on accumulation of pathogenesis-related proteins in tomato. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 49(4): 203 – 214.

Miles PW, 1972. The saliva of Hemiptera. *Adv. Insect Physiol.*, 9: 183 – 255.

Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biol. Rev.*, 74(1): 41 – 85.

Musser RO, Cipollini DF, Hum-Musser SM, Williams SA, Brown JK, Felton GW, 2005. Evidence that the caterpillar salivary enzyme glucose oxidase provides herbivore offense in solanaceous plants. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 58(2): 128 – 137.

Musser RO, Hum-Musser SM, Eichenseer H, Peiffer M, Ervin G, Murphy JB, Felton GW, 2002. Herbivory: caterpillar saliva beats plant defences – a new weapon emerges in the evolutionary arms race between plants and herbivores. *Nature*, 416(6881): 599 – 600.

Mutti NS, Louis J, Pappan LK, Pappan K, Begum K, Chen MS, Park Y, Dittmer N, Marshall J, Reese JC, Reeck GR, 2008. A protein from the salivary glands of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, is essential in feeding on a host plant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(29): 9965 – 9969.

Paschold A, Halitschke R, Baldwin IT, 2006. Using 'mute' plants to translate volatile signals. *Plant J.*, 45(2): 275 – 291.

Pauchet Y, Heckel DG, 2013. The genome of the mustard leaf beetle encodes two active xylanases originally acquired from bacteria through horizontal gene transfer. *Proc. Biol. Sci.*, 280(1763): 20131021.

Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH, 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of biome-wide bark beetle eruptions. *BioScience*, 58(6): 501 – 518.

Ratzka A, Vogel H, Kliebenstein DJ, Mitchellolds T, Kroymann J, 2002. Disarming the mustard oil bomb. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(17): 11223 – 11228.

Robert CA, Veyrat N, Glauser G, Marti G, Doyen GR, Villard N, Gaillard MD, Köllner TG, Giron D, Body M, Babst BA, Ferrieri RA, Turlings TC, Erb M, 2012. A specialist root herbivore exploits defensive metabolites to locate nutritious tissues. *Ecol. Lett.*, 15(1): 55 – 64.

Schramm K, Vassão DG, Reichelt M, Gershenzon J, Wittstock U, 2012. Metabolism of glucosinolate-derived isothiocyanates to glutathione conjugates in generalist lepidopteran herbivores. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 42(3): 174 – 182.

Shikano I, Rosa C, Tan CW, Felton GM, 2017. Tritrophic interactions: microbe-mediated plant effects on insect herbivores. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 55: 313 – 331.

Shikita M, Fahey JW, Golden TR, Holtzclaw WD, Talalay P, 1999. An unusual case of 'uncompetitive activation' by ascorbic acid: purification and kinetic properties of a myrosinase from *Raphanus sativus* seedlings. *Biochem. J.*, 341(3): 725 – 732.

Sporn PH, Peters-Golden MJ, 1988. Hydrogen peroxide inhibits alveolar macrophage 5-lipoxygenase metabolism in association with depletion of ATP. *J. Biol. Chem.*, 263(29): 14776 – 14783.

Stam JM, Kroes A, Li Y, Gols R, van Loon JJA, Poelman EH, Dicke M, 2014. Plant interactions with multiple insect herbivores: from

community to genes. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 65: 689 – 713.

Su Q, Oliver KM, Xie W, Wu Q, Wang S, Zhang Y, 2015. The whitefly-associated facultative symbiont *Hamiltonella defensa* suppresses induced plant defences in tomato. *Funct. Ecol.*, 29(8): 1007 – 1018.

Sugio A, Kingdom HN, MacLean AM, Grieve VM, Hogenhout SA, 2011. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108(48): E1254 – E1263.

Tang Q, Hu Y, Kang L, Wang CZ, 2012. Characterization of glucose-induced glucose oxidase gene and protein expression in *Helicoverpa armigera* larvae. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 79(2): 104 – 119.

Urbanska A, Tjallingii WF, Dixon AFG, Leszczynski B, 1998. Phenol oxidising enzymes in the grain aphid's saliva. *Entomol. Exp. Appl.*, 86(2): 197 – 203.

von Mérey G, Veyrat N, Mahuku G, Valdez RL, Turlings TC, D'Alessandro M, 2011. Dispensing synthetic green leaf volatiles in maize fields increases the release of sesquiterpenes by the plants, but has little effect on the attraction of pest and beneficial insects. *Phytochemistry*, 72(14): 1838 – 1847.

Vorwerk S, Somerville S, Somerville C, 2004. The role of plant cell wall polysaccharide composition in disease resistance. *Trends Plant Sci.*, 9(4): 203 – 209.

Weech MH, Chapleau M, Pan L, Ide C, Bede JC, 2008. Caterpillar saliva interferes with induced *Arabidopsis thaliana* defence responses via the systemic acquired resistance pathway. *J. Exp. Bot.*, 59(9): 2437 – 2448.

Will T, Tjallingii WF, Thönnessen A, van Bel AJ, 2007. Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(25): 10536 – 10541.

Winde I, Wittstock U, 2011. Insect herbivore counteradaptations to the plant glucosinolate-myrosinase system. *Phytochemistry*, 72(13): 1566 – 1575.

Wittstock U, Agerbirk N, Stauber EJ, Olsen CE, Hippler M, Mitchell-Olds T, Gershenzon J, Vogel H, 2004. Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(14): 4859 – 4864.

Wu D, Qi T, Li WX, Tian H, Gao H, Wang J, Ge J, Yao R, Ren C, Wang XB, Liu Y, Kang L, Ding SW, Xie D, 2017. Viral effector protein manipulates host hormone signaling to attract insect vectors. *Cell Res.*, 27(3): 402 – 415.

Xiao Y, Wang Q, Erb M, Turlings TC, Ge L, Hu L, Li J, Han X, Zhang T, Lu J, Zhang G, Lou Y, 2012. Specific herbivore-induced volatiles defend plants and determine insect community composition in the field. *Ecol. Lett.*, 15(10): 1130 – 1139.

Xu HX, Qian LX, Wang XW, Shao RX, Hong Y, Liu SS, Wang XW, 2018. A salivary effector enables whitefly to feed on host plants by eliciting salicylic acid-signaling pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, DOI: 10.1073/pnas.1714990116.

Yan Y, 2012. Possible Roles of Several Salivary Components from *Bemisia tabaci* B-biotype in Its Invasion Mechanism. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [严盈, 2012. 基于外来生物 B 型烟粉虱重要唾液组分的入侵机理研究. 北京: 中国农业科学院研究生院硕士学位论文]

Yang L, Wang X, Bai S, Li X, Gu S, Wang CZ, Li X, 2017. Expressional divergence of insect GOX genes: from specialist to generalist glucose oxidase. *J. Insect Physiol.*, 100: 21 – 27.

Yu HX, Ye WF, Sun MQ, Xu N, Lou SZ, Ran JX, Lou YG, 2015. Three levels of defense and anti-defense responses between host plants and herbivorous insects. *Chin. J. Ecol.*, 34(1): 256 – 262. [禹海鑫, 叶文丰, 孙民琴, 徐宁, 娄少之, 冉俊祥, 娄永根, 2015. 植物与植食性昆虫防御与反防御的三个层次. 生态学杂志, 34(1): 256 – 262]

Zhang T, Luan JB, Qi JF, Huang CJ, Li M, Zhou XP, Liu SS, 2012. Begomovirus-whitefly mutualism is achieved through repression of plant defenses by a virus pathogenicity factor. *Mol. Ecol.*, 21(5): 1294 – 1304.

Zibaee A, Bandani AR, Tork M, 2009. Effect of the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, and its secondary metabolite on detoxifying enzyme activities and acetylcholinesterase (AChE) of the Sunn pest, *Eurygaster integriceps* (Heteroptera: Scutellaridae). *Biocontrol Sci. Technol.*, 19(5): 485 – 498.

(责任编辑: 赵利辉)